Vestnik zoologii, **35**(2): 43–48, 2001

УДК 599.323.4 : 575.1

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ОДНОРОДНОСТЬ ВОСТОЧНОАЗИАТСКОЙ МЫШИ, *ALSOMYS MAJOR* (RODENTIA, MURIDAE)

С. В. Межжерин

Институт зоологии НАН Украины. ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина

Получено 20 января 2000

Генетическая и таксономическая однородность восточноазиатской мыши, *Alsomys major* (Rodentia, Muridae). Межжерин С. В. — Изучение изменчивости 39 биохимических локусов и 2 регуляторных систем подтвердило конспецифичность 3 подвидов восточноазиатской мыши *Alsomys major* Radde, 1862 несмотря на определенный морфологический хиатус и разницу в числе В-хромосом. Установлено также отсутствие взаимосвязи между уровнем гетерозиготности и изменчивостью В-хромосом у разных подвидов. В результате делается вывод, что изменчивость добавочных хромосом определяется не генетическими факторами, а разной интенсивностью физиологических процессов. Эволюционно-генетическая консервативность восточнопалеарктических мышей обсуждается в сравнении с быстро эволюционирующими западнопалеарктическими.

Ключевые слова: генетическая изменчивость, В-хромосомы, зоогеография, Muridae.

Genetic and Taxonomic Homogeneity of the Eastern Asian Mouse, *Alsomys major* (Rodentia: Muridae). Mezhzherin S. V. — Variation of 39 biochemical loci and 2 regulator systems were investigated in the three subspecies of eastern Asian mouse *Alsomys major* Radde, 1862, differing by B-chromosome number: (i) low number chromosome subspecies 2n=48–53 (Al. m. peninsulae) from Primorie, (ii) high number subspecies 2n=48–72 (Al. m. tscherga) representing mainland forms and (iii) island subspecies Al. major giliacus (2n=48). As result of the investigation is confirmation of the absence of any relationships between level of heterozygosity varying in different populations from 0 to 0,038 and chromosome supernumerary as well as faxed gene differences between subspecies. Evolutionary genetic stability of Eastern Palearctic representatives of Muridae having a large areas occupying during very shot period of time discussed in comparisons with the fast evolving Western Palearctic wood mice of the genus *Sylvaemus*.

Key words: genetic variation, B-chromosomes, zoogeography, Muridae.

Введение

В последнее время в эволюционных исследованиях особое внимание уделяется явлениям, интерпретация которых выходит за пределы традиционной генетической парадигмы. Одним из таких феноменов и является изменчивость особей, популяций и видов по В-хромосомам. Последние представляют собой добавочные хромосомы — стандартные или точечные, мета- или акроцентрические, полностью гетерохроматизированные или с эухроматином, появление которых без видимых причин и явного фенотипического эффекта имеет место у отдельных особей, географических рас и видов разных групп животных и растений (Darlington, 1963; Müntzig, 1974).

Большой интерес данное явление вызывает у млекопитающих — класса позвоночных, виды которого характеризуются стабильным кариотипом и где перестройки хромосом, как правило, приводят к летальным нарушениям онтогенеза. Специальные обзоры кариотипической изменчивости млекопитающих (Волобуев, 1978) показывают, что добавочные хромосомы появляются у весьма ограниченного числа видов, составляющих не более 3–4% от изученных кариологически.

Наибольшей изменчивостью обладают популяции восточноазиатской мыши, *Alsomys major* Radde, 1862=*Apodemus peninsulae* (Thomas, 1907), общее число хромосом в кариотипе которой колеблется от 48 до 72 (Бекасова, 1984; Борисов, 1980; Hayata, 1973; Kral, 1971). По характеру географической изменчивости В-хромосом можно выделить 4 расы восточноазиатской мыши: 1) о-ва Хоккайдо (добавочные хромосомы мелкие и многочисленные); 2) о-ва Сахалин (В-хромосомы отсутствуют); 3)

Приморья (добавочные хромосомы достаточно крупные и немногочисленные); 4) Западной Сибири (большое число микрохромосом).

Эта кариотипическая дифференциация сопрягается с четким морфологическим хиатусом островного подвида (*A. major giliacus*) от материковых (*A. major peninsulae* и *A. major tscherga*). Различия связаны как с общим уменьшением размеров островного подвида, что само по себе является неожиданностью, поскольку островным формам обычно свойственно увеличение размеров тела (Реймерс, 1994), так и с изменениями пропорций черепа (Воронцов и др., 1977; Kobayashi, Hayata, 1971). Эти обстоятельства предполагают генетическую и таксономическую неоднородность восточноазиатской мыши. В пользу этого предположения косвенно свидетельствуют и данные по генным различиям *A. major — A. speciosus*, полученные японскими исследователями (Saitoh et al., 1989). С целью проверки предположения об эволюционно-генетической неоднородности восточноазиатской мыши *A. major* проведено биохимическое генное маркирование материковых и островных подвидов.

Материал и методы

Две выборки восточноазиатской мыши, представляющих низко- и высокохромосомные расы этого вида, собраны из самых отдаленных точек материковой части ареала: *A. major peninsulae* (Приморье, п. Лазо, 17 экз.), *A. major tscherga* (=*A. major nigritalis*) (Горно-Алтайская АО, п. Черга, Шебалинский р-н, 16 экз.). Островная форма *A. major giliacus* представлена выборкой с о. Сахалин (п. Сокол, Долинский р-н, 14 экз.). Именно из этого места взяты мыши для кариотипического анализа, в результате которого (Бекасова, 1984) и было установлено отсутствие добавочных хромосом. Мышей живьем доставляли с места отлова в лабораторию, где их содерживали вплоть до электрофоретических исследований. Исключение составила выборка с Сахалина, откуда только 3 мыши привезены живыми, а 11 целиком заморожены и в таком состоянии доставлены в лабораторию, где немедленно исследованы.

Электрофоретический анализ ферментов и структурных белков проведен в 7,5%-ном полиакриламидном геле с использованием стандартных буферных систем (табл. 1).

Таблица 1. Исследованные ферменты и структурные белки, кодирующие их локусы, а также буферные системы, в которых проводился электрофоретический анализ

Table 1. Enzymes and structural proteins, coding their loci were investigated and buffer systems were used for electrophoretic analysis

Фермент или структурный белок	Локус	Ткань	Буфер
Алкогольдегидрогеназа	Adh-1	l	А
Аспартатаминотрансфераза	Aat-1,2	m, k	А
Диафораза	Dia-1,2	hem	А, Б
Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа	Gpd-x	k, l	А
Глюкозофосфатизомераза	Gpi-1	m	А
Глицерол-3-фосфатдегидрогеназа	Gpdh	k, m	А
Изоцитратдегидрогеназа	Idh-1,2	k, m	А
Карбоновая ангидраза	CA	pl	А, Б
Креатинкиназа	Ck-2	m	А
Ксантиндегидрогеаза	Xdh	l	А
Лактатдегидрогеназа	Ldh-A, B	k, m	А
Малатдегидрогеназа	Mdh-1,2	k, m	А
Малик энзим	Me-1,2	k, m	А
Фосфоглюконатдегидрогеназа	Pgd	k, m	А
Фосфоглюкомутаза	Pgm-1,2	k, l	Б
Сорбитолдегидрогеназа	Sdh	k, l	А
Супероксиддисмутаза	Sod-1,2	pl	А
Эстераза	Es-1, 2, 3, 6, 9, 10, 15, a	pl, k, l, m	А, Б
Гемоглобин	Hb-A, B	hem	А, Б
Трансферрин	Tf	pl	Б
Альбумин	Alb	m	Б
Белок крови	Pt-2	pl	Б
Постальбумин	Post	pl	Б
Преальбумин	Pre	pl	А
Регулятор активости Ldh-B в эритроцитах	Ldr	hem	А

Условные обозначения: l — ткань печени; k — почек; hem — гемолизат; pl — плазма; m — мышцы; А — непрерывная система буферов, трис-ЭДТА-борат (Peacock et al., 1965); Б — диск-электрофорез (Davis, 1964).

Результаты

Изменчивость электрофоретических спектров 18 ферментов, 6 белков крови и 2 регуляторных генов, определяющих характер экспрессии изозимов у данного вида, ничем принципиально не отличается от таковой представителей рода лесных мышей *Sylvaemus*, ранее детально описанной (Межжерин и др., 1992).

Электрофоретический анализ позволил идентифицировать 39 биохимических локусов. Мономорфными были следующие: Adh, Aat-2, Alb, CA-1, Ck-2, Dia-1, Es-1, -2, -a, -9, -10, -15; Gpdh, Idh-1, -2; Hb-A, -B; Ldh-A, -B; Mdh-1,2, Me-1, -2; Sdh, Sod-1, -2; Pgdh, Pgm-1, Post, Pre, Pt-2, Xdh; в той или иной степени полиморфными были Aat-1, Dia-2, Gpi-1, Pgm-2, Es-3, Es-15, Tf. У материкового подвида из Приморья сильно полиморфными были локусы Es-3 и Tf, а у сахалинского подвида — Gpi-1. На Алтае — западной периферии ареала — все локусы оказались полиморфными. Частоты аллелей и оценка ожидаемого уровня гетерозиготности представлены в таблице 2.

Фиксированные аллельные различия между популяциями 3 подвидов отсуствовали. Хотя у мелкой сахалинской формы имеет место фиксация трехполосного спектра системы Es-6, тогда как у материковой спектр состоит из 4 полос. Симтоматично, что представители рода *Sylvaemus* также дифференцированы по этой белковой системе, причем у всех крупных видов (группа *S. flavicollis* auc.) спектр этого фермента состоит из 4 полос, а у мелких (группа *S. sylvaticus* auc.) — из 3. С учетом этой связи числа полос со средними размерами можно заключить, что изменчивость системы Es-6 — это не фиксация альтернативных аллелей, а устойчивые различия, по-видимому, связанные с посттрансляционной регуляцией структуры белков.

Обсуждение

Генетическая структура вида и изменчивости по В-хромосомам. Анализ литературных данных позволяет утверждать, что природа и причины поли-

Таблица 2. Аллозимная изменчивость трех подвидов восточноазиатской мыши *A. major*

Table 2. Allozyme variation of three Eastern Asia mouse *A. major*

Локус	Аллель	Подвид		
		peninsulae 2n=48–53	*tscherga* 2n=48–72	*giliacus* 2n=48
Aat-1	100	0,97	1,0	1,0
	97	0,03		
Dia-2	100	1,00	1,00	0,96
	105			0,04
Pgi-1	100	1,00	1,00	0,75
	106			0,25
Pgm-1	90	0,88	1,00	1,00
	100	0,12		
Es-3	110	0,15		
	111	0,72	1,0	1,0
	112	0,13		
Es-6*	a^3			1,00
	a^4	1,0	1,0	
Es-15	102	1,0	1,0	0,96
	104			0,04
Tf	98,5	0,18		
	106	0,63	1,0	1,00
	108	0,19		
H exp		0,036	0	0,014
P, 1%		10,2	0	7,6

* Система неспецифических эстераз, представляющая собой устойчивое наличие 3 (a^3) или 4 (a^4) фракций в тканях почек.

морфизма по В-хромосомам, а также их место в генетической системе организма до настоящего времени остаются неопределенными. Существует несколько не исключающих друг друга гипотез, объясняющих феномен добавочных хромосом, среди которых можно выделить следующие: адаптивную, генетическую и цитофизиологическую.

Адаптивная версия появления В-хромосом кажется очевидной в связи с неоднократно подтвержденной связью наличия добавочных хромосом и продолжительностью митотического цикла и, соответственно, скоростью развития и жизнеспособностью (Волобуев, 1978). Так исследования, выполненные на копытном лемминге *Dicrostonyx torquatus* (Гилева, 1982), показали достоверную связь наличия В-хромосом с уменьшением линейных размеров зверьков. Парадоксально, но именно у самой мелкой сахалинской формы отсутствуют добавочные хромосомы. Следует отметить, что по причине отсутствия четких доказательств наследственной природы В-хромосом объяснение адаптивности этих структур на основе взаимных корреляций в принципе проблематично, поскольку не ясно влияют ли В-хромосомы на протекание физиологических процессов в клетке или, наоборот, особенности цитофизиологических процессов определяют появление В-хромосом.

Сопряженность В-хромосом с уровнем генетической изменчивости — вопрос особый, так как традиционно считалось (Darlington, 1963), что изменчивость по добавочным хромосомам является фактором увеличения генетического разнообразия. Полученный для данного вида уровень гетерозиготности — один из самых низких для мышей Палеарктики. При этом значения гетерозиготности по ареалу *A. major* неоднородны и в популяции Приморья достигают средних для млекопитающих значений. При этом не прослеживается какая-либо корреляция между уровнем гетерозиготности и появлением В-хромосом. Так, например, в популяции Сахалина, где отсутствуют добавочные хромосомы, уровень гетерозиготности не максимальный и не минимальный, а промежуточный между популяциями Алтая и Приморья.

Таким образом, основной причиной изменчивости добавочных хромосом по ареалу следует считать не генетический фактор, а по-видимому, устойчивые различия в морфофизиологических процессах, протекающих на клеточном уровне, и в конечном счете определяющих разную скорость роста. С учетом того, что добавочные хромосомы возникают у более крупных видов и форм, можно заключить, что появление В-хромосом связано с интенсивностью процессов роста.

Таким образом, исходя из приведенного фактического материала, наиболее вероятной причиной появления В-хромосом следует считать цитофизиологическую концепцию.

О таксономическом статусе сахалинского подвида *A. major giliacus.* До проведения данного исследования имелись все основания для признания таксономической самостоятельности островного изолята восточноазиатской мыши. Для такого допущения были следующие причины: 1) существенные морфологические различия, связанные с изменениями пропорций черепа и промеров тела (Воронцов и др., 1977; Kobayashi, Hayata, 1971); 2) исключение из общей тенденции в географической изменчивости, поскольку крайние восточные популяции или расы млекопитающих состоят в среднем из более крупных особей; 3) полное отсутствие добавочных хромосом у сахалинской формы; 4) расхождения в оценках генетической дифференциации островной и материковой *A. major* от японской мыши, полученных разными исследователями (Межжерин, Зыков, 1991; Saitoh et al., 1989).

Отсутствие разрыва в мономорфной части генома, которое рассматривается в качестве однозначного критерия вида, позволяет признать конспецифичность 3 исследованных подвидов, несмотря на диагностические различия в системе

Es-6, свидетельствующие о неоднозначности генной регуляции островной и материковой форм этого вида.

О различиях эволюционных потенций западно- и восточнопалеарктических видов. Факт генетической однородности восточноазиатской мыши по ареалу имеет определенное научное значение, так как подтверждает общую для восточнопалеарктических мышей закономерность: огромный ареал, существенные морфологические, а в случае *A. major* и кариотипические различия при генетическом консерватизме. Западнопалеарктические виды рода *Sylvaemus* представляют совершенно иную эволюционную тенденцию — они реально политипичны (Межжерин, 1997). При этом ареалы у них значительно меньше, а кариотипическая и морфологическая стабильность — выше.

Характерно, что транспалеарктическими ареалами характеризуются монотипические виды мышей восточного происхождения (полевая мышь — *Apodemus agrarius*, мышь-малютка — *Micromys minutus*, домовая мышь — *Mus musculus* s. str. и серая крыса — *Rattus norvegicus*). Сочетание фактора обширных ареалов с генетической однородностью восточных палеарктов ставит вопрос о причинах освоения ими столь обширных территорий по сравнению с западными. Существует несколько возможных объяснений этой закономерности. Во-первых, это чисто физические факторы, с одной стороны, обеспечивающие быстрые миграции восточных видов, по сравнению с западными (геомагнитные поля, направление вращения Земли и др.), а с другой — сдерживание продвижения западных видов на восток, например, из-за суровых условий континентального климата Восточной Сибири и Забайкалья. Во-вторых, это биологические факторы, среди которых ключевую роль может играть эволюционная стабильность и генетический консерватизм восточнопалеарктических мышей. Очень любопытно, что внедрение восточных видов в Европу произошло за весьма короткий период времени. Так, полевая мышь — один из самых процветающих видов млекопитающих Восточной Европы, — освоила современный ареал в течение голоцена, не ранее чем 50 000 лет назад, о чем свидетельствует отсутствие ископаемых остатков этого вида в Европе (Каталог млекопитающих СССР, 1981). К этому следует добавить, что расширение своих ареалов (связанное с проникновением в Европу) видами-синантропами *M. musculus* s. str. и *Rattus norvegicus* произошло за еще менее продолжительное время: ~ 2000 лет — для первого и всего каких-нибудь 200—300 лет — для второго вида. Эта необычайно высокая скорость экспансии считается следствием синантропизации, однако следует учесть, что *M. musculus* s. str. первично расширяла свой ареал по всей степной зоне и только затем стала видом-синантропом.

Бекасова Т. С. Хромосомы азиатских лесных мышей Apodemus peninsulae (Rodentia, Muridae) // Вопросы изменчивости и зоогеографии млекопитающих. — Владивосток, 1984. — С. 14—29.

Борисов Ю. М. Географическая имечивость вариантов системы добавочных В-хромосом у континентальных форм Apodemus peninsulae (Rodentia, Muridae) // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. наук. — 1980. — **15**, вып. 3. — С. 1277—1284.

Волобуев В. Т. В-хромосомы млекопитающих // Успехи современной биологии. — 1978. — **86,** вып. 3. — С. 387—398.

Воронцов Н. Н., Бекасова Т. С., Крал. Б. и др. О видовой принадлежности азиатских лесных мышей рода Apodemus Сибири и Дальнего востока // Зоол. журн. — 1977. — **56**, № 3. — С. 437—442.

Гилева Э. А. В-хромосомы у копытного лемминга Dicrostonyx tirquatus Pall. (1779): С-гетерохроматиновая природа и фенотипический эффект // Докл. АН СССР. — 1982. — **262**, № 4. — С. 989—993.

Каталог млекопитающих СССР. Плиоцен — современность / Под. ред. И. М. Громова, Г. И. Барановой. — Л. : Наука, 1981. — 456 с.

Межжерин С. В. Систематическая ревизия мышей рода Apodemus Kaup, 1829 (Rodentia, Muridae) // Вестн. зоологии. — 1997. — № 4. — С. 29—41.

Межжерин С. В., Зыков А. Е. Аллозимная изменчивость и генетическая дивергенция лесных мышей рода Apodemus s. lato // Цитол. и генет. — 1991. — **25,** № 4. — С. 51—59.

Межжерин С. В, Боескоров Г. Г., Воронцов Н. Н. Генетические связи европейских и закавказских мышей рода Apodemus // Генетика. — 1992. — **23,** № 12. — С. 2237–2244.
Реймерс Н. Ф. Экология: теории, законы, правила, приципы и гипотезы. — М. : Россия молодая, 1994. — 362 с.
Darlington C. D. Chromosome botany and the origin of cultivated plants. — London : George Allen and Unwinn, 1963. — 145 p.
Davis B. J. Disc-electrophoresis. Method and application to human serum proteins // Ann. N. Y. Acad. Sci. — 1964. — **121**. — P. 404–427.
Hayata I. Chromosomal polymorphism caused by supernumerary chromosomes in the field mouse Apodemus giliacus // Chromosoma. — 1973. — **42**, N 4. — P. 403–414.
Kabayashi T., Hayata I. Revision of the genus Apodemus in Hokkaido // Ann. Zool. Japan. — 1971. — **44**, N 4. — P. 236–240.
Kral B. Chromosome characteristics of certain murinae rodents (Muridae) of the Asiatic Part of the USSR // Zool. Listy. — 1971. — **20,** N 4. — P. 331–347.
Müntzig A. Accesory chromosomes // Annual Review of Genetics. — 1974. — **8**. — P. 243–266.
Peacock A. C., Bunting S. L., Queen K. G. Serum protein electrophoresis in acrylamide gel: patterns from normal human subject // Science. — 1965. — **147**. — P. 1451–1455.
Saitoh M., Matsuoka N., Obara Y. Biochemical systematics of three species of the Japanese long-tailed field mice: Apodemus speciosus, A. giliacus and A. argenteus // Zool. Sci. — 1989. — **6**, N 5. — P. 1005–1018.